

藏酋猴(*Macaca thibetana*)与猕猴 (*Macaca mulatta*)长骨生长的比较研究

俞发宏 潘汝亮

(中国科学院昆明动物研究所 灵长类学联合实验室)
中国实验动物云南灵长类中心

摘 要

本文是对15具不同年龄组的藏酋猴长骨的形态功能学研究, 并与猕猴对比的结果。从统计学处理和比较分析看, 藏酋猴虽与猕猴有相似之处, 但仍有差别存在。藏酋猴具有较长的躯干骨, 相对较短的前后肢和桡骨, 较高的肢间指数(94.7)和低的臂指数(94.1)。在发育过程中, 其肢骨、体重和躯干骨的增长速率均大于猕猴, 且前后肢增长率相近。而猕猴后肢的增长明显大于前肢, 具相对较短的前肢。由此看来, 藏酋猴更适应于地栖生活。

关键词: 藏酋猴, 猕猴, 长骨, 异速生长

灵长类肢体比例与体重的相关性研究表明, 运动方式的不同与肢体所占身体比例的大小和骨骼的形态之间有直接关系 (Junger *et al.*, 1985)。古生物学研究表明, 灵长类进化的共同特征是前后肢相对增长, 而脊柱相对缩短。事实上, 在动物个体发育过程中, 其肢骨间的异速生长, 在同一种群甚至同一个体的不同发育时期也不尽相同。在许多类群中, 前肢的生长速度相对大于后肢或者等速地随个体的生长发育而增长。一般讲, 在前肢中桡骨增长快于肱骨, 而后肢中则为股骨的生长快于胫骨 (Junger *et al.*, 1978)。

藏酋猴为中国特有种。除赵其昆等 (1987, 1988) 和Fooden *et al.* (1985) 报道过它的运动、生长发育和生活习性及部分器官的大体解剖外, 其它方面的资料仍属空白。本文以藏酋猴体重为自变量, 肢骨长为因变量, 通过异速生长式, 对不同变量进行了统计学处理, 与猕猴作了比较, 并从形态功能方面讨论了藏酋猴的运动。

在写作过程中, 得到了彭燕章和叶智彰二位老师的指导, 特此致谢。
本文1989年7月17日收到, 同年9月28日修回。

材料与方 法

材料：本所藏酋猴完整骨骼标本15具，5♂♂，10♀♀。根据齿序不同，标本分为三组：

I组：齿式 $\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 0}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 0}$ ，估计年龄1—2岁。

II组：齿式 $\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 1}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 1}$ ，估计年龄2—3岁。

III组：齿式 $\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}$ ，估计年龄4—5岁左右。其中猕猴资料引自叶智彰等(1985)。

方法：受测项目的增长率计算，采用叶智彰等(1985)公式：

总增长率 $I' = \frac{n \text{ 组的平均值}}{\text{第一组的平均值}} \times 100\%$

相对增长率 $I'、II' = \frac{\text{组的平均值}(Mn)}{\text{前一组的平均值}(Mn-1)} \times 100\%$

躯干骨长(STL)：从第一胸椎颅侧到骶骨尾侧端。肱骨、桡骨、股骨和胫骨均取最大值。

前肢长 = 肱骨 + 桡骨；后肢长 = 股骨 + 胫骨。

关于异速生长各指数的计算，采用众多作者(Junger *et al.*, 1978; Schultz, 1987; Alexander *et al.*, 1979; 潘汝亮, 1989; 等)描述体重与肢骨长之间的关系式： $Y = a \cdot x^b$ (x 表示体重， Y 示肢骨长) 或用其转换式： $\log Y = \log a + b \log x$ 计算。 a 为生长常数， b 为生长指数或斜率。其中，当 $b = 0.33$ 时，变量间具有几何学上的等速生长 (Isometry)， $b > 0.33$ 时，为正异速生长 (Positive allometry)，而 $b < 0.33$ 时，则为负异速生长 (Negative allometry)。同时，也对肢骨所占躯干比例及其肢间指数进行了计算。

结 果

一、表1列示了藏酋猴不同发育阶段各肢骨的平均长、标准差和差异系数(CV)。藏酋猴不同年龄组长骨的异速生长常数和生长指数，自变量和因变量之间的相关系数(Correlation coefficient)以及显著性检验结果列于表2中。

二、表3给出了藏酋猴和猕猴三个年龄组的体重、躯干长和前后肢的总增长率和相对增长率。

三、表4所列为藏酋猴、猕猴和金丝猴 (*Rhinopithecus*) 肢骨占躯干骨长度比例的比较。藏酋猴和其它灵长类的肢间指数、臂指数和脚指数的大小及比较见表5和图1。

表1 藏酋猴肢骨及体重的平均值和变异系数
Table 1. Standard appendicular variable in *M. thibetana* (unit: mm, g)

	I			I			II		
	(X)	(S. D.)	(V)	(X)	(S. D.)	(V)	(X)	(S. D.)	(V)
肱骨 Humerus	83.4	10.9	1.3	108.4	4.0	3.6	150.3	7.0	4.7
桡骨 Radius	79.3	10.6	1.3	102.2	3.9	3.9	142.7	7.3	5.1
股骨 Femur	90.8	11.8	1.3	116.4	6.1	5.3	161.9	5.6	3.5
胫骨 Tibia	81.6	11.2	1.4	108.6	4.4	4.0	147.3	5.4	3.7
前肢 Forelimb	163.4	—	—	210.6	—	—	292.9	—	—
后肢 Hindlimb	172.7	—	—	225.0	—	—	309.2	—	—
体重 Body wei.	1,611	440	27.3	2,820	282	10.0	6,460	806	12.5
躯干 STL	171.4	—	—	216.0	—	—	314.5	—	—

X, 平均数; S. D., 标准差; CV, 变异系数。

表2 藏酋猴体重与肢骨的异速生长系数*
Table 2. Exponents of the allometric relationship between weight and Limb bones for *M. thibetana*

	I			I			II		
	a	b	r	a	b	r	a	b	r
肱骨	2.75	0.46	0.99	5.79	0.37	0.94	2.06	0.39	0.98
桡骨	2.68	0.46	0.98	6.88	0.34	0.73	4.85	0.39	0.93
股骨	2.92	0.47	0.99	1.22	0.32	0.64	21.92	0.23	0.97
胫骨	2.80	0.47	0.99	3.58	0.44	0.89	19.50	0.23	0.82
前肢	4.32	0.45	—	1.13	0.35	—	11.88	0.26	—
后肢	5.21	0.47	—	1.00	0.38	—	41.12	0.23	—

* 计算采用杜荣寿 (1985) 的方法。a, 生长常数; b, 生长指数; r, 相关系数。

表3 藏酋猴和猕猴不同年龄组间增长率的比较*
Table 3. The comparison of the growth rate at different age groups in *M. thibetana* and *M. mulatta*.

	藏 酋 猴			猕 猴		
	总增长率 I'	相对增长率 I'	相对增长率 II'	总增长率 I'	相对增长率 I'	相对增长率 II'
体 重	400.97	175.03	229.08	340.80	140.25	225.45
躯干长	183.51	126.04	145.79	158.50	117.20	138.09
前肢长	180.29	128.91	139.08	159.20	116.40	133.40
后肢长	179.06	130.29	137.43	166.20	118.25	138.20

* 猕猴资料引自叶智彰等 (1985)。

表4 藏酋猴、猕猴与金丝猴肢骨占躯干的百分比
Table 4. Percentage of Limb bone as STL in *M. thibetana*
M. mulatta and *Rhinopithecus*.

	肱骨	桡骨	股骨	胫骨	前肢	后肢
藏酋猴	47.81	45.39	51.15	46.86	93.14	98.33
猕猴	51.90	51.30	59.10	55.00	103.10	114.20
金丝猴	62.40	64.40	67.40	64.40	126.80	131.80

表5 藏酋猴与猕猴及其它灵长类肢间指数的比较*

Table 5. The comparison of the intermembral indices
between *M. thibetana* and *M. mulatta*

	肢间指数 Intermembral index	臂指数 Brachial index	脚指数 Crurol index
<i>P. entellus</i>	84.0	102.0	90.0
<i>Presbytis</i>	78.0	103.0	90.0
<i>Rhinopithecus</i>	96.2	103.3	95.6
<i>Nasalis</i>	93.0	100.3	89.1
<i>M. irus</i>	118.7	94.7	88.7
<i>M. thibetana</i>	94.7	94.1	91.0
<i>M. mulatta</i>	90.4	98.8	93.1
<i>Pan</i>	107.0	93.0	84.0

* 资料引自 Napier and Napier (1967), Schultz (1973) 叶哲影等 (1985)。

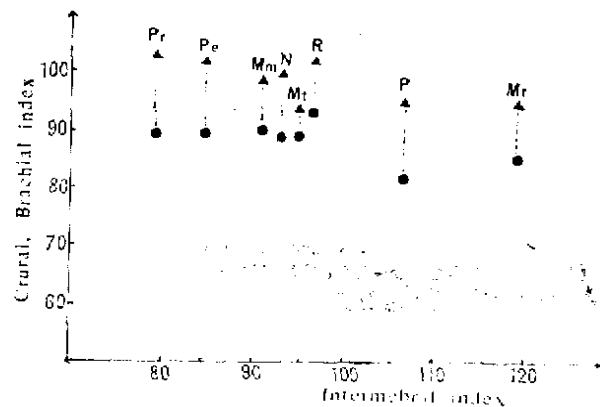


图1 部分灵长类肢间指数的比较

Fig. 1. The comparison of intermembral indices for some primates
Pr, *Presbytis*; Pe, *P. entellus*; Mm, *M. mulatta*; Mt, *M. thibetana*;
N, *Nasalis*; R, *Rhinopithecus*; Mr, *M. irus*; P, *Pan*;
▲, Brachial index; ●, Crurol index.

讨 论

在灵长类的生长发育过程中, 体重与长骨和长骨与躯干骨之间的异速生长差异, 可反应骨骼在生长过程中的形态变化。动物的生态和行为变化对机体几何结构和生理因素产生一定的影响, 而动物机体结构的变化, 又能在一定程度上反映动物的行为方式和生态环境的变化 (潘汝亮等, 1989)。这就导致灵长类动物在不同运动过程中的肢骨结构的不同变化。

一、从表 2 所示的藏酋猴长骨和体重的异速生长的统计处理的结果看, 其发育过程中, 长骨的生长并非保持直线状态。各肢骨的生长随身体结构和体重的变化呈不同的变化趋势 (Junger *et al.*, 1978)。图 2 和图 3 所示其体重与肢骨之间的回归关系也证明了这一点。肢骨与体重之间呈显著正相关关系 ($r = 0.92$)。出生后的 2—3 年里, 各长骨均随身体的增大或体重增加表现出较大的正异速生长, 增长速率趋于相同, 大约均为 $b = 0.464$ 。随年龄增加和身体增大, 各肢骨开始表现出不同的生长速度。除肱骨仍为较大的正异速生长外, 其它肢骨的生长开始减缓。桡骨和前肢为较小的正异速生长, 而股骨和胫骨逐渐由幼体时的正异速生长转变为较低的负异速生长。结果, 藏酋猴长骨的生长表现出较低增长率的后肢和相对较长的前肢。这种异速生长特征, 是灵长类对运动和觅食中垂直攀爬和臂摆动运动的一种适应特征 (潘汝亮等, 1989)。

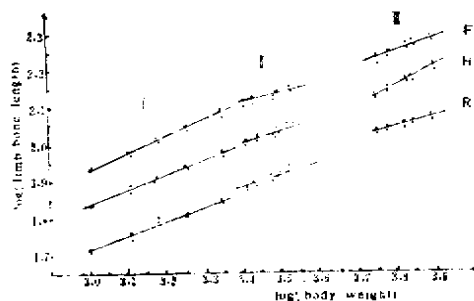


图 2 藏酋猴前肢与体重间的异速生长关系

Fig. 2. The allometric relationship between forelimb and body weight in *M. thibetana*

F, Forelimb; H, Humerus; R, Radius.

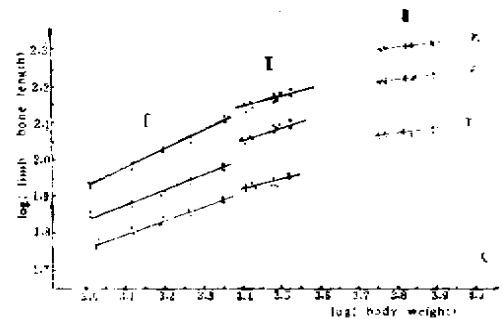


图 3 藏酋猴后肢与体重间的异速生长关系

Fig. 3. The allometric relationship between hindlimb and body weight in *M. thibetana*

H, Hindlimb; F, Femur; T, Tibia.

二、根据灵长类进化趋势的研究, 灵长类进化的适应趋势是四肢变长, 躯干变短 (Napier and Napier, 1967)。运动进化的倾向则由地栖四足型向树栖摆动型过渡 (Junger, 1985)。从表 3 的分析结果, 藏酋猴和猕猴在不同发育阶段, 肢骨的增长速率均呈递增趋势。第 I'—II' 组 (2—4 岁) 的增长速率更加明显, 尤以体重增加为显著。这与 Schultz (1944) 的长臂猿肢骨的生长发育的研究结果相一致。与猕猴相比, 藏

酋猴各项指数的增长幅度均较大,前后肢增加几乎相等。躯干骨的增长速率明显大于猕猴。而猕猴后肢的增长速率远大于前肢。其结果,藏酋猴肢骨的相对长度明显小于猕猴,尤其是下肢骨(见表4)。在灵长类的运动过程中,前肢的功能在地栖四足类主要为支持体重,在树栖运动类型中,除支持作用外,还与其攀爬、觅食和运动等中的臂摆荡、悬吊和其它一些技巧性功能有关(Junger *et al.*, 1985; Schultz, 1986)。藏酋猴短的肢骨,特别是后肢是地栖四足运动的适应特征,其功能有利于运动时水平位置上降低重心,增加躯体的稳定性。猕猴较短的躯干,可增加身体运动时的灵活性。由上分析可知,从肢骨形态功能看,藏酋猴上肢的运动和对树栖生活的适应弱于猕猴。表5所列部分灵长类的肢间指数比较也说明了这一点。

三、Mnaiter (1979)对桡骨相对长度的统计学研究指出:“桡骨的相对长度,中等和极端树栖的种类均大于地栖种类,而高度地栖的种类则大于低度树栖的某些种类”。在地面上善于疾驰奔跑的动物与其它动物相比,前臂(尺骨和桡骨)更长(潘汝亮等, 1989)。与猕猴相比,藏酋猴具明显较大的肢间指数、较低的臂指数和相近的脚指数。猕猴的桡骨几乎与肱骨等长,具较高的臂指数(98.8),与长鼻猴(*Nasalis*)、金丝猴和叶猴(*Presbytis*)及长尾叶猴(*P. entellus*)相接近。而藏酋猴桡骨相对长度较小,臂指数与食蟹猴(*M. irus*)和黑猩猩(*Pan*)等相近。它们的脚指数均与叶猴(*Presbytis*)、长尾叶猴(*P. entellus*)和长鼻猴(*Nasalis*)相趋一致。如表5和图1所示。

由上述分析可知,猕猴桡骨相对长度的增加,使其有高于藏酋猴的臂指数。根据肢间指数大小,对非人灵长类的运动粗略划分为三种类型:垂直攀爬型(Vertical Climbing),四足型(Quadrupedalism)和摆荡型(Brachiating)(Napier and Napier, 1967)。现代关于灵长类运动方式,根据四肢骨骼的形态和运动机能的关系,又细分为攀爬(Climbing)跳跃(Leaping)半臂摆荡(Semibrachiating)四足型(Quadrupedalism)和二足型(Bipedalism)六种类型。藏酋猴和猕猴为四足运动类型。而藏酋猴较短的上下肢、较高的肢间指数,与猕猴相比,如陈元霖等(1985)指出的那样,似更适应于地栖生活。这和Fooden *et al.* (1987)和赵其昆(1987, 1988, 1988b, 1988c)对藏酋猴的野外观察结果——“藏酋猴常穴居。在运动和觅食中,也在树上活动。由于食性限制,常不定居,经常变换生活境地。常生活于矮树丛和灌木中。夜间宿于穴洞、悬崖等人兽不能攻击的地方”相接近。

小 结

通过以上分析和讨论,藏酋猴长骨的生长有以下特点:

1. 藏酋猴后肢的生长,并非始终呈负的异速生长,而是随身体的发育,逐渐由正异速生长变为负异速生长。
2. 与猕猴相比,藏酋猴具较长的躯干和相对较短的四肢。
3. 藏酋猴的体重、身体大小均大于猕猴,体重、上肢骨和上下肢的增长速率均快于猕猴。
4. 藏酋猴较短的桡骨、较低的臂指数和相对较短的上下肢,是运动、觅食中适应于地栖生活的一种特征。

参 考 文 献

- 叶智彪、彭燕章、张耀平 1985 猕猴解剖。科学出版社。
- 叶智彪、彭燕章、张耀平、刘瑞麟 1987 金丝猴解剖。云南科技出版社。
- 杜荣霖 1985 生物学统计。高等教育出版社。
- 陈元霖 1985 猕猴。科学出版社。
- 潘汝亮、王红 1989 金丝猴长骨的异速生长研究。动物学研究 10(1):23—30。
- Fooden, J. *et al.* 1978 The function significance of skeletal allometry in *Megaladapis* in comparison to living prosimians. *Amer. J. Phys. Anthropol.* 49:303—314.
- Fooden, J. *et al.* 1985 The stump-tail Macaques of China. *Amer. J. Phys. Anthropol.* 3:11—30.
- Junger, W. J. 1985 Body size and scaling of limb proportions in primates. In: *Size and Scaling in primates Biology*. W. J. Jungers (ed.), pp. 354—381. State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, New York.
- Niemitz, C. 1984 Biology of Tarsiers. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, New York.
- Schultz, A. H. 1944 Age change and variability in gibbons. *Amer. J. Phys. Anthropol.* 2(1):1—129.
- Schultz, M. 1986 The forelimb of the *Colobinae*. In: *Comparative Primate Biology*. Erwin, J., Daris, R. Swindler (ed.). Vol. 1:559—670. Alan R. Liss, Inc., New York.
- Zhao Qikun and Deng Ziyun 1988a *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China, I: A cross sectional study of growth. *Amer. J. Phys. Anthropol.* 16(3):251—260.
- Zhao Qikun and Deng Ziyun 1988b *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China, II: Birth seasonality. *Ibid.* 16(3):261—268.
- Zhao Qikun and Deng Ziyun 1988c *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China, III: Group composition. *Ibid.* 16(3):269—274.
- Zhao Qikun and Deng Ziyun 1987 Behavior of intergroup encounters in *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China. *International Journal of Primatology*. 8(5):488.

A COMPARATIVE STUDY ON THE GROWTH OF LONG BONES IN *M. THIBETANA* AND *M. MULATTA*

Yu Fahong Pan Ruliang

(Joint Laboratory of primatology, KIZ & YNLPC)

This paper carries on the comparative study on the growth and functional morphology of limb bones in *M. thibetana* and *M. mulatta*. The analysis of the long bones and skeletal allometry were based on the research of 15 skeletons (5 ♂♂, 10 ♀♀) of different ages. *M. thibetana* is the special species of China. Compared to *M. mulatta*, the different characters between them are as follows:

1. The allometry of limb bone and body weight is not the same at different ages in *M. thibetana*. The growth of hindlimb is not negative allometry at any stages, but, gradually from positive allometry changes into negative ones with the increasing of body size.

2. In *M. thibetana*, the ratio of some indices-body weight, fore-and hind-limbs, increase faster than that of *M. mulatta*, especially the trunk.

3. *M. thibetana* posses the relative longer trunk and characterizes by the shorter fore-and hind-limbs.

4. In *M. thibetana*, the relative shorter length of radius and fore-and hind-limbs, high intermembral index, lower brachial index, are considered as more adaptive to the life on the ground.

Key words, *Macaca thibetana*, *Macaca mulatta*, Long Bone, Allometry